共生菌 *Tremblaya princeps* 在扶桑绵粉蚧个体发育中的动态变化

黄　芳[1,2,#], 赵春玲[1,3,#], 吕要斌[1,3,*]

(1. 浙江省农业科学院植物保护与微生物研究所, 浙江省植物有害生物防控重点实验室——省部共建国家重点实验室培育基地, 杭州 310021; 2. 湖州出入境检验检疫局, 浙江湖州 313000; 3. 浙江师范大学化学与生命科学学院, 浙江金华 321004)

摘要:【目的】通过研究共生菌 *Tremblaya princeps* 的形态、分布及动态变化,明确该菌在宿主扶桑绵粉蚧 *Phenacoccus solenopsis* 体内的基本生物学特性。【方法】通过透射电镜技术观察 *T. princeps* 的超微结构;利用实时定量 PCR 明确 *T. princeps* 的分布和数量变化。【结果】扶桑绵粉蚧体内 *T. princeps* 的分布因性别而异。在雌虫中,*T. princeps* 集中分布于含菌体,在其他组织器官中无分布;含菌体的大小与雌虫各个阶段的个体大小呈显著线性相关,且临近成虫期,含菌体的膨大速率加快。在雄虫中,*T. princeps* 在个体发育的不同阶段,数量变化明显,在蛹期数量急剧增加,之后相对减少;含菌体结构在预蛹期消解。【结论】共生菌 *T. princeps* 的变化因宿主性别而异,且与宿主个体发育存在明显的相关性。

关键词: 扶桑绵粉蚧; *Tremblaya princeps*; 共生菌; 含菌体; 超微结构

中图分类号: Q965.8　　**文献标识码:** A　　**文章编号:** 0454-6296(2015)10-1140-06

Dynamics of *Tremblaya princeps* during individual development of its host *Phenacoccus solenopsis* (Hemiptera: Pseudococcidae)

HUANG Fang[1,2,#], ZHAO Chun-Ling[1,3,#], LU Yao-Bin[1,3,*] (1. State Key Laboratory Breeding Base for Zhejiang Sustainable Pest and Disease Control, Institute of Plant Protection and Microbiology, Zhejiang Academy of Agricultural Sciences, Hangzhou 310021, China; 2. Huzhou Entry-exit Inspection and Quarantine Bureau, Huzhou, Zhejiang 313000, China; 3. College of Chemistry and Life Science, Zhejiang Normal University, Jinhua, Zhejiang 321004, China)

Abstract:【Aim】This study aims to explore the characteristics of the symbiotic bacterium *Tremblaya princeps* in *Phenacoccus solenopsis* through observing its morphology, location and dynamics in different stages of hosts.【Methods】The ultrastructure of *T. princeps* was observed by transmission electron microscopy, and its location and quantitative changes were determined using real-time PCR.【Results】*T. princeps* is located in different tissues compared between females and males of the host *P. solenopsis*. In females, *T. princeps* is located only in bacteriome, but not in any other tissues or organs of the host. Size of bacteriome had a significant linear relationship with host body size, and its expanding rate accelerated as the host adults developed. In males of the host, the density of *T. princeps* increased dramatically before the pupal stage, and then decreased as the adult emerged. Bacteriome collapsed when the males of the host entered the pre-pupal stage.【Conclusion】Our results suggest that the infection status of *T. princeps* is varied with host sexuality and correlated to host individual development.

Key words: *Phenacoccus solenopsis*; *Tremblaya princeps*; symbiont; bacteriome; ultrastructure

---

基金项目: 浙江省自然科学基金项目(LQ14C140002); 国家自然科学基金项目(31270580); 农业部公益性行业专项(201103026)

作者简介: 黄芳, 女, 1981 年 10 月生, 浙江云和人, 博士, 副研究员, 研究方向为害虫综合防治, E-mail: huangfang_ch@hotmail.com; 赵春玲, 女, 1988 年 10 月生, 山东菏泽人, 硕士研究生, 研究方向为害虫综合防治, E-mail: zhaochunling1026@126.com

[#]共同第一作者 Authors with equal contribution

[*]通讯作者 Corresponding author, E-mail: luybcn@163.com

收稿日期 Received: 2015-04-23; 接受日期 Accepted: 2015-07-17

粉蚧属半翅目粉蚧科，是一类典型的刺吸式口器昆虫，以吸食植物韧皮部营养为生，粉蚧科中有近 2 000 种昆虫，其中包括多种重大农业害虫（Thao *et al*., 2002）。粉蚧类昆虫为雌雄异体，雌性为不完全变态发育，雌成虫体软，多呈卵形或椭圆形，活动性弱，附着于寄主表面营固定取食，体表覆盖粉状或棉絮状的蜡粉；雄性为完全变态发育，雄成虫个体弱小，具一对翅，寿命较雌成虫短，有些种类甚至没有雄性。大部分粉蚧营两性生殖（Gullan and Kosztarab, 1997），部分（没有雄性的种类）则营孤雌生殖（da Silva *et al*., 2010）。在雌性血腔内有一个被称为“含菌体”（bacteriome）的结构，其内部细胞因其胞质内共存有大量的共生菌而被称为“含菌细胞”（bacteriocytes）（Thao *et al*., 2002）。

粉蚧属胸喙亚目，同属该亚目的还有其他介壳虫及蚜虫、粉虱、木虱等，这些昆虫均依赖吸食植物汁液为生，而植物汁液通常富余碳水化合物而缺少必需氨基酸；同时，这些昆虫体内都带有共生菌（Hansen and Moran, 2014）。根据共生菌与宿主之间的生物学及系统进化关系，昆虫体内的共生菌被分为两类，初生共生菌（primary endosymbiont）和次生共生菌（secondary endosymbiont）。蚜虫及其体内初生共生菌 *Buchnera aphidicola* 是研究半翅目昆虫与其体内共生菌关系的模式系统。基于一系列的营养学研究及基因序列分析，研究者已证实 *B. aphidicola* 的重要生理功能之一是为宿主蚜虫提供必需氨基酸（Douglas, 2006）。粉蚧中的初生共生菌 *Tremblaya princeps* 也被认为具有类似的功能（Thao *et al*., 2002）。

根据 16S-23S rDNA 的序列，*T. princeps* 被证实属 β-变形菌（Munson *et al*., 1992; Thao *et al*., 2002），是迄今发现的基因组最小的共生菌（Husnik *et al*., 2013），也是迄今发现的唯一一种菌体内存有另一种次要共生菌的共生菌。在柑橘粉蚧 *Planococcus citri* 中，*T. princeps* 菌体内存在一种 γ-变形菌 *Moranella endobia*（McCutcheon and von Dohlen, 2011）。基于功能基因序列的分析，研究者认为在柑橘粉蚧体内的 *T. princeps* 可通过整合 *M. endobia* 的代谢路径达成为宿主合成并提供必需氨基酸的功能：*T. princeps* 主要作为一个合成氨基酸的场所，*M. endobia* 则为这些合成反应提供能源及前体物质，两者相互嵌套并与宿主细胞协调整合，成为一个能行使类似真核细胞功能的结构（Husnik *et al*., 2013; López-Madrigal *et al*., 2013）。在非洲奥粉蚧 *Paracoccus burnerae*，桔鳞粉蚧 *Nipaecoccus viridis*，菠萝粉蚧 *Dysmicoccus brevipes*，以及康氏粉蚧 *Pseudococcus comstocki* 等粉蚧中，也已发现同样的“嵌套型（nested）”共生菌。然而，并不是所有的粉蚧体内都有这种“嵌套型”共生菌，如西非平刺粉蚧 *Rastrococcus invadens* 不含 *T. princeps*，而曼粉蚧 *Maconellicoccus hirsutus* 和麦粉蚧（oat mealybug）*Phenacoccus avenae* 体内只有 *T. princeps* 而没有 *M. endobia*（Husnik *et al*., 2013）。

扶桑绵粉蚧 *Phenacoccus solenopsis* 属粉蚧科，寄主范围广泛，涉及 53 科近 200 种植物（Arif *et al*., 2009），包括大田作物、园林观赏植物、果树和蔬菜等经济作物（王艳平等，2009）。2007 – 2008 年，该虫在印度及巴基斯坦的棉区暴发成灾，造成重大经济损失而引起全球关注（Abbas *et al*., 2009; Nagrare *et al*., 2009）。在我国，该虫于 2008 年首次在广州市被发现，随后快速扩散，对我国农业生产造成重大威胁（Wang *et al*., 2010）。2010 年我国将其列为重要检疫性害虫，农业部将其确定为影响棉花及其他作物生产的重大潜在性害虫。国内外针对扶桑绵粉蚧开展了大量的工作，重点研究其环境适应性和入侵性。最近研究发现，扶桑绵粉蚧能够重新分配体内储存的营养以维持生存（Huang *et al*., 2013），利用非寄主植物或水等环境资源度过逆境（Huang *et al*., 2014a），通过寄主转移以达到壮大种群的目的（Huang *et al*., 2014b），以上表明扶桑绵粉蚧可在不同环境中快速地适应、定殖并繁衍种群，生物适合度极高，能够从摄入的食物中充分提炼营养物质。研究表明吸食植物体液类昆虫体内共生菌的生理功能多为消化或助消化（Baumann, 2005），因此推测扶桑绵粉蚧体内的共生菌可能对宿主适合度具有一定的影响。鉴于此虫体内共生菌相关研究仍为空白，因此我们开展了本研究，首先明确其体内是否也存在 *T. princeps*，其次对该菌的基础生物学开展研究，以此为认识该虫的入侵性提供新的思路和参考。

1　材料与方法

1.1　供试昆虫

扶桑绵粉蚧采自广州的扶桑 *Hibiscus rosa-sinensis* 行道树上。室内饲养条件参考前期研究（Huang *et al*., 2013, 2014a, 2014b），在人工气候室进行室内种群维持，以棉花 *Gossypium hirsutum* 幼苗作为寄主植物，环境温度为 25 ± 2℃，相对湿度 70% ± 5%，光周期 14L∶10D。

为准确控制试虫的日龄，对试验用虫采用单头

饲养的方法(朱艺勇等, 2011)。方法如下:用湿润的柔软毛笔小心挑取初孵若虫,将若虫放入直径为3.5 cm 的培养皿,以 3 ~ 4 cm^2 大小的棉花叶片喂养,皿底铺置一层湿润滤纸以保湿,用 Parafilm 膜封口置于上述环境中饲养。

交配及未交配雌成虫的饲养:扶桑绵粉蚧雌虫羽化后 2 d 可进行交配(Huang *et al*., 2013),因此在单头饲养的雌虫羽化后 2 d,挑取 2 头雄成虫放入皿内,10 min 内观察到明显的交配行为(张革伟等, 2015)发生,该虫即被视为交配过的雌成虫,24 h 后挑出雄成虫,雌成虫继续单头饲养;未交配雌成虫则一直单头饲养。

雄虫试虫:扶桑绵粉蚧雌雄异型,雄虫若虫在 2 龄后期发育成预蛹,因此在定量实验中,对 2 龄雄虫若虫分 2 次取样,分别是 2 龄初期(2 日龄)和末期(4 日龄);为保证实验统一性,雌虫 2 龄若虫设相同处理。

1.2 共生菌 DNA 的提取、序列扩增测定及比对

分别将单头雌雄成虫经 100% 酒精浸泡后,利用 DNA 提取试剂盒(DNeasy DNA Extraction Kit, Qiagen, Valencia, CA)进行 DNA 提取,部分步骤略加以修改:(1)蛋白酶 K 消化后,虫体表皮需从样品中取出弃用;(2) 最终的溶液体积控制在 100 ~ 150 μL之间。

参考 Gruwell 等(2010),利用引物 TremintF(5′-CTACTGCCAGCAGCAGCCGCGG-3′) 和 TremintR (5′-CCGCGGCTGCTGCTGGCAGTAG-3′) 扩增 16S rRNA 片段。反应条件为:95℃ 5 min;95℃ 1 min, 55℃ 2 min, 70℃ 5 min, 25 个循环;72℃ 5 min。序列用 Chromas 软件进行修订后递交到 GenBank,并用 BLASTn 进行同源性比较。

1.3 实时定量 PCR

根据测得 *T. princeps* 的 16S rDNA 序列,使用 Primer Premier 5.0 设计特异性引物。*T. princeps* 引物和内参基因引物分别为:5′-CATCGTTTAGGGCGTGGACT-3′和 5′-ATCGGAATCACTGGGCGTA-3′,扩增片段长度是 269 bp;5′-GGACAGAAGTAGAAAGGCCACA-3′和 5′-ACGTATAACCGACCCTCAGACA-3′,扩增片段长度是 224 bp。反应程序是:95℃ 5 min;95℃ 10 s, 52℃ 40 s, 39 个循环;95℃ 10 s。

取雌雄虫的各龄期的 2 日龄若(成)虫(蜕皮后 2 d 取样)及解剖获取雌成虫体内不同组织(含菌体、中肠、马氏管、血淋巴和肌肉),每种组织取 10 个样品,每个样品来自 10 头昆虫,提取每个样品的 DNA;其中,为避免交配后雌虫体内可能受到来源于雄虫的物质的影响,交配后的雌虫不在取样范围内。采用扶桑绵粉蚧 28S rDNA 为内参基因,对样品中的 *T. princeps* 进行荧光定量 PCR 分析,并比较不同虫态、不同性别粉蚧体内 *T. princeps* 的 16S rDNA 基因拷贝数。

组织解剖方法:首先用轻软的毛刷刷净扶桑绵粉蚧体表的蜡粉,然后用 75% 的酒精进行体表消毒。室温晾干后,小心截取完整的后足,经研磨后作为肌肉组织样品;及时用毛细管吸取在后足的伤口处渗出的血淋巴,收集待用;之后将虫体转移至解剖液(磷酸缓冲液,1 mol/L pH 7.2)中进行解剖,获得完整的含菌体、中肠及马氏管。

1.4 含菌体的形态观察及其大小变化

解剖雌性成虫,获得含菌组织,进行透射电镜观察。将含菌组织浸泡到 2.5% 的戊二醛中,4℃ 固定过夜;次日,梯度浓度酒精脱水后,用树脂 Epon 812 包埋制样。制作含目标样的超薄切片(厚度 3 ~ 4 μm)用于在透射电镜(JEX-1230, JEOL, Tokyo)下进行超显微形态观察。

解剖各个龄期的扶桑绵粉蚧,获得含菌细胞组织,并在体视镜(Nikon SMZ1500)下观察拍照。量取含菌体大小及宿主虫体大小,每个龄期 30 头。

1.5 数据处理

共生菌数量数据显著性采用单因素方差分析(LSD 法),含菌体大小与宿主个体大小的相关性采用回归分析,分析软件为 SPSS 11.5。

2 结果

2.1 初生共生菌的形态及种类鉴定

在含菌细胞内部,每个共生细菌呈不规则形状,在宿主细胞胞质内密集分布,外有一层共生膜与宿主细胞的细胞质隔开(图 1)。

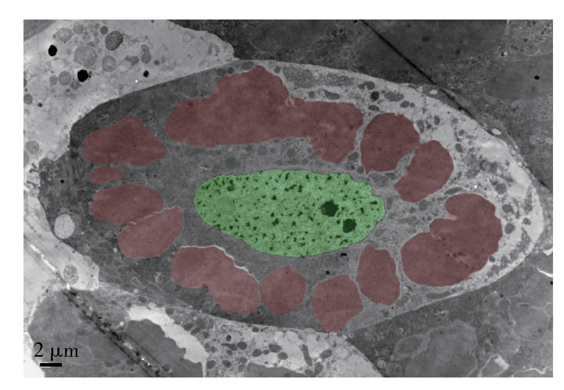


图 1 含菌细胞的超微结构

Fig. 1 Ultrastructure of *Tremblaya princeps* in the host cell

红色部分为共生菌,绿色部分为宿主细胞核。Red parts are symbionts, and green part is the host cell nucleus.

PCR 获得的 16S rDNA 长度为 1 447 bp，平均 GC 含量 48.65%。测序结果经校对后提交到 GenBank 数据库，登录序列号为 KJ437505。根据比对结果，结合形态学特性，确定在扶桑绵粉蚧中的初生共生菌为 *T. princeps*。

2.2　*T. princeps* 的时空分布

对不同性别、不同龄期扶桑绵粉蚧体内的 *T. princeps* 的菌量进行测定，结果如图 2 所示。雌雄虫体内 *T. princeps* 菌量的发展因性别而异。雄虫体内的带菌量随宿主的不断发育显著增加，在蛹期时达到高峰（为初始 1 龄若虫的 11 倍左右），成虫羽化后带菌量相对降低但总量仍为 1 龄若虫时的 6～7 倍；其中 2 龄若虫在初期和末期，在进行两两对比后，结果显示两者之间也存在显著差异（$P = 0.01$）。与雄性个体不同，雌虫 2 龄若虫体内带菌量的变化不明显，发育至 3 龄数量降低，这种低水平的含菌量一直维持至成虫期。

对雌成虫体内不同组织（含菌体、中肠、马氏管、血淋巴和肌肉）的菌量进行检测，结果发现除了含菌体内含有 *T. princeps* 外，其他组织内均未检出该细菌。

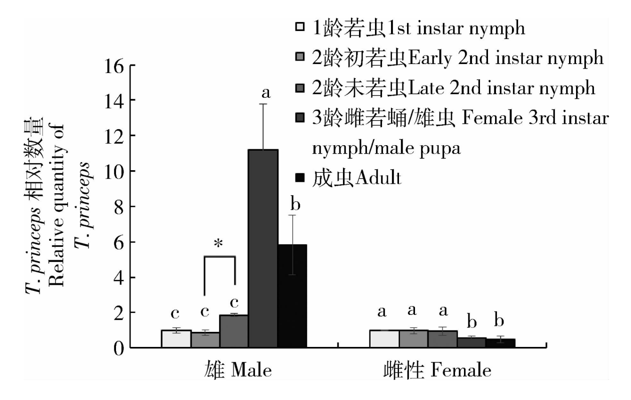


图 2　*Tremblaya princeps* 在扶桑绵粉蚧雌雄虫个体发育过程中的数量变化

Fig. 2　Quantification of *Tremblaya princeps* in different developmental stages of male and female *Phenacoccus solenopsis*

采用 LSD 方法比较，柱上不同字母表示在 5% 水平上不同发育阶段间存在显著水平（$P < 0.05$）；星号表示两组之间在 1% 水平达显著差异。Different letters above bars show significant differences among different developmental stages ($P < 0.05$) (LSD method); the asterisk shows significant difference between the two groups at the 0.01 level (LSD method).

2.3　含菌体的形态及发展

在雌性个体产卵前的各龄若虫体内，均可发现含菌体——菌胞聚集在一起所形成的结构，其位于腹部靠近腹足的位置，呈条形分布置于两个卵巢之间贴合于肠道（图 3），呈淡黄色的椭圆形，表面附着大量的气管（图 4）。含菌体外层为一层鞘细胞层。

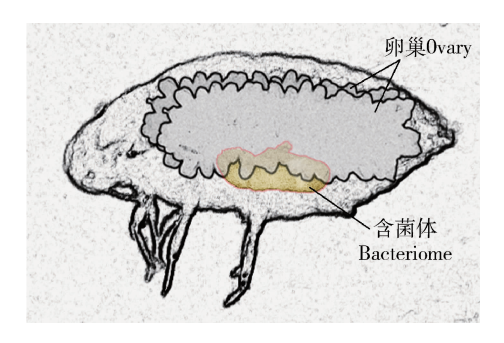


图 3　扶桑绵粉蚧体内含菌体的分布位置

Fig. 3　Location of bacteriome in *Phenacoccus solenopsis*

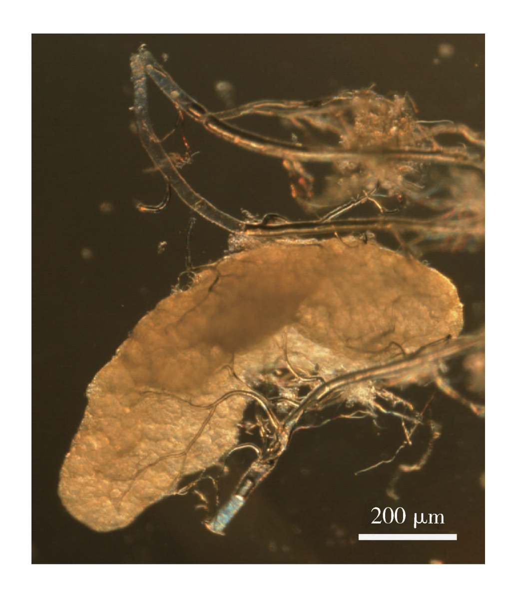


图 4　含菌体表面附着有大量的气管组织

Fig. 4　Tracheal tissue on the surface of bacteriome

雄性个体发育需要经历完全变态，2 龄初期可观察到完整的含菌体结构，但在 2 龄末期含菌体外表鞘细胞层消解，进入预蛹期及之后的蛹期和成虫期均无含菌体组织。

伴随雌性个体的发育，含菌体的体积也不断发展，其大小与宿主昆虫个体大小的相关性如图 5 所示。对各个龄期的相关性分别进行分析，结果表现为在各个龄期内，含菌体大小与宿主个体大小呈显著的线性相关，而且随着时间推进，线性相关的斜率不断增大，由 0.01 逐渐发展到 0.03，即越接近成虫时期，含菌体膨大的速率越快。

3　讨论

细菌与昆虫之间的共生关系普遍存在于自然界。Gruwell 等（2010）研究表明绵粉蚧亚科（Phenacoccinae）昆虫体内的初生共生菌为 *T. princeps*。本文研究结果表明扶桑绵粉蚧体内的初生

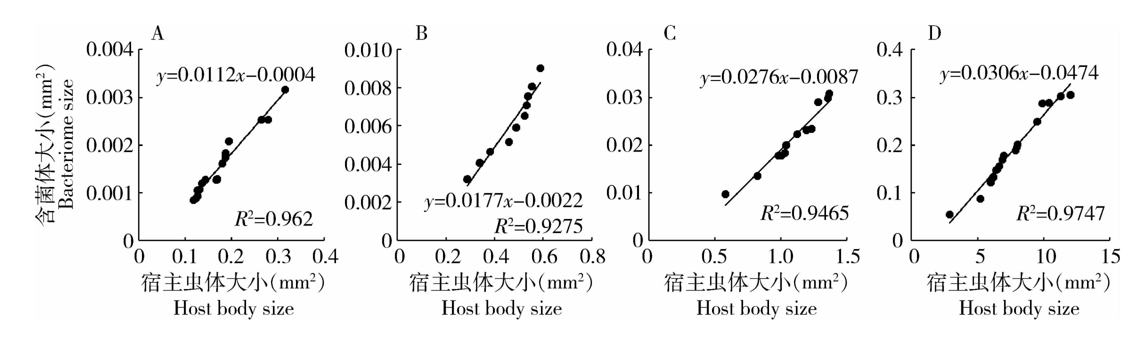


图5 扶桑绵粉蚧各个龄期含菌体大小与宿主虫体大小的关系

Fig. 5 Relationship between bacteriome size and host body size in each developmental stage of *Phenacoccus solenopsis*

A: 1 龄若虫 1st instar nymph; B: 2 龄若虫 2nd instar nymph; C: 3 龄若虫 3rd instar nymph; D: 成虫 Female adult.

共生菌同为 *T. princeps*,这与扶桑绵粉蚧属于绵粉蚧亚科的分类地位是一致的。

共生菌 *T. princeps* 在扶桑绵粉蚧中的分布因性别而异,这可能与该粉蚧雌雄异型的生物学特性相关。扶桑绵粉蚧雌成虫与若虫的形态相似,而雄虫需要经历蛹期完成完全变态发育(朱艺勇等, 2011)。雌虫个体发育过程中各龄之间只需经历蜕皮即可,体内组织器官无需重组,含菌体结构在交配前同样不会消解,因此在未交配雌虫体内 *T. princeps* 只集中分布于含菌体,不侵染其他组织器官,这与营孤雌生殖的蚜虫体内 *Buchnera* 的分布相类似,有研究表明其原因是 *Buchnera* 在其他体细胞中的共生情况并不理想或不能共生(Douglas, 2006)。异于雌虫的个体发育,扶桑绵粉蚧雄虫在历经蛹期时,体内组织器官结构经历消解重组,因此含菌体内的含菌细胞释放到体腔中,为共生菌对其他组织细胞的侵染提供了条件,以上这些变化导致了含菌量在蛹期明显升高。然而,*T. princeps* 是否适生于雌虫体内的其他细胞仍需要进一步的研究进行验证。另一方面,对比于蚜虫的孤雌生殖,扶桑绵粉蚧须经过两性交配才可繁殖后代(Huang *et al.*, 2013);结合 *T. princeps* 在雄性扶桑绵粉蚧体内的数量变化,推测此虫不同性别个体内的生理环境可能对该细菌的侵染具有不同的影响,这需要进一步的研究进行验证。

致谢 感谢浙江大学生物技术中心黎军英老师在超微结构观察上的帮助。

参考文献(References)

Abbas G, Arif MJ, Saeed S, Karar H, 2009. A new invasive species of genus *Phenacoccus* Cockerell attacking cotton in Pakistan. *Int. J. Agric. Biol.*, 11: 54 – 58.

Arif MI, Rafiq M, Ghaffar A, 2009. Host plants of cotton mealybug (*Phenacoccus solenopsis*): a new menace to cotton agroecosystem of Punjab, Pakistan. *Int. J. Agri. Biol.*, 11: 163 – 167.

Baumann P, 2005. Biology of bacteriocyte-associated endosymbionts of plant sap-sucking insects. *Annu. Rev. Microbiol.*, 59: 155 – 189.

da Silva EB, Mendel Z, Franco JC, 2010. Can facultative parthenogenesis occur in biparental mealybug species? *Phytoparasitica*, 38: 19 – 21.

Douglas AE, 2006. Phloem-sap feeding by animals: problems and solutions. *J. Exp. Bot.*, 57: 747 – 754.

Gruwell ME, Hardy NB, Gullan PJ, Dittmar K, 2010. Evolutionary relationships among primary endosymbionts of the mealybug subfamily Phenacoccinae (Hemiptera: Coccoidea: Pseudococcidae). *Appl. Environ. Microb.*, 76: 7521 – 7525.

Gullan PJ, Kosztarab M, 1997. Adaptations in scale insects. *Annu. Rev. Entomol.*, 42: 23 – 50.

Hansen AK, Moran NA, 2014. The impact of microbial symbionts on host plant utilization by herbivorous insects. *Mol. Ecol.*, 23: 1473 – 1496.

Huang F, Wang FF, Lu YB, Zhang PJ, Zhang JM, Zhang ZJ, Li WD, Lin WC, Bei YW, 2014a. Effect of honey solution and water acquisition on survival of starved solenopsis mealybug, *Phenacoccus solenopsis*. *J. Insect Sci.*, 14: 61 – 74.

Huang F, Zhang JM, Zhang PJ, Lu YB, 2013. Reproduction of the solenopsis mealybug, *Phenacoccus solenopsis*: males play an important role. *J. Insect Sci.*, 13: 137.

Huang F, Zhang ZJ, Li WD, Lin WC, Zhang PJ, Zhang JM, Bei YW, He YP, Lu YB, 2014b. Host plant probing analysis reveals quick settlement of the solenopsis mealybug during host shift. *J. Econ. Entomol.*, 107: 1419 – 1425.

Husnik F, Nikoh N, Koga R, Ross L, Duncan RP, Fujie M, Tanaka M, Satoh N, Bachtrog D, Wilson ACC, von Dohlen CD, Fukatsu T, McCutcheon JP, 2013. Horizontal gene transfer from diverse bacteria to an insect genome enables a tripartite nested mealybug symbiosis. *Cell*, 153: 1567 – 1578.

López-Madrigal S, Latorre A, Porcar M, Moya A, Gil R, 2013. Mealybugs nested endosymbiosis: going into the ‘matryoshka’ system in *Planococcus citri* in depth. *BMC Microbiol.*, 13: 74.

McCutcheon JP, von Dohlen CD, 2011. An interdependent metabolic

patchwork in the nested symbiosis of mealybugs. *Curr. Biol.*, 21: 1366－1372.

Munson MA, Baumann P, Moran NA, 1992. Phylogenetic relationships of the endosymbionts of mealybugs (Homoptera: Pseudococcidae) based on 16S rDNA sequences. *Mol. Phylogenet. Evol.*, 1: 26－30

Nagrare VS, Kranthi S, Biradar VK, Zade NN, Sangode V, Kakde G, Shukla RM, Shivare D, Khadi BM, Kranthi KR, 2009. Widespread infestation of the exotic mealybug species, *Phenacoccus solenopsis* (Tinsley) (Hemiptera: Pseudococcidae), on cotton in India. *Bull. Entomol. Res.*, 99: 537－541.

Thao ML, Gullan PJ, Baumann P, 2002. Secondary (γ-Proteobacteria) endosymbionts infect the primary (β-Proteobacteria) endosymbionts of mealybugs multiple times and coevolve with their hosts. *Appl. Environ. Microbiol.*, 68: 3190－3197.

Wang YP, Watson GW, Zhang RZ, 2010. The potential distribution of an invasive mealybug *Phenacoccus solenopsis* and its threat to cotton in Asia. *Agr. Forest Entomol.*, 12: 403－416.

Wang YP, Wu SA, Zhang RZ, 2009. Pest risk analysis of a new invasive pest, *Phenacoccus solenopsis*, to China. *Chinese Bull. Entomol.*, 46: 101－106. [王艳平，武三安，张润志，2009. 入侵害虫扶桑绵粉蚧在中国的风险分析. 昆虫知识，46：101－106]

Zhang GW, Zhu YY, Zhang PJ, Huang F, Lu YB, 2015. Effects of mating status on the development and oviposition in female mealybugs (*Phenacoccus solenopsis*). *Acta Agriculturae Zhejiangensis*, 27: 206－210. [张革伟，朱艺勇，张蓬军，黄芳，吕要斌，2015. 交配对扶桑绵粉蚧雌虫发育及产卵的影响. 浙江农业学报，27：206－210]

Zhu YY, Huang F, Lu YB, 2011. Bionomics of mealybug *Phenacoccus solenopsis* Tinsley (Hemiptera: Pseudococcidae) on cotton. *Acta Entomol. Sin.*, 54: 246－252. [朱艺勇，黄芳，吕要斌，2011. 扶桑绵粉蚧生物学特性研究. 昆虫学报，54：246－252]

（责任编辑：袁德成）